

УДК 597.08.591.133.2

РОСТ И ПРОДУКЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *ONCORHYNCHUS MYKISS* WALBAUM ПРИ ПОСТОЯННЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ И В УСЛОВИЯХ ТЕМПЕРАТУРНОГО ГРАДИЕНТА*

В.В. ЗДАНОВИЧ¹, В.П. ПАНОВ², М.З. КЕЛЕХСАЕВ¹

(¹ МГУ имени М.В.Ломоносова;² РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

*Показано, что в условиях температурного градиента у молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum скорость роста выше, а продукционные показатели лучше, чем при постоянных терморегимах, соответствующих термальному оптимуму роста и эффективности конвертирования пищи. За счет терморегуляционного поведения молодь радужной форели создает такой переменный терморегим, который в наибольшей степени соответствует ее физиологическим и энергетическим потребностям. При применении термоградиентных полей в форелеводстве можно совершенствовать биотехнологию выращивания молоди радужной форели, оптимизировать энергетику и реализовать потенциалы роста рыб.*

Ключевые слова: молодь радужной форели, термоградиент, скорость роста, рацион, эффективность конвертирования пищи, суточный P/B коэффициент.

Одним из важнейших абиотических факторов среды, регулирующих и лимитирующих рост и развитие пойкилотермных организмов, в частности рыб, является температура. Она оказывает определяющее влияние на рост, уровень обмена веществ, интенсивность дыхания, скорость потребления и переваривания пищи и другие функции организма рыб [1, 13]. В естественных условиях среды рыбы, в т. ч. и радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, испытывают колебания абиотических факторов среды, в частности температуры как в течение года, так и суток. Кроме этого, водоемы практически всегда градиентны по температуре как по вертикали, так и горизонтали, и перемещаясь в них, рыбы постоянно испытывают те или иные ее перепады. Значительным суточным перепадам температуры молодь рыб может подвергаться на нерестилищах, а также при перемещении в температурно-стратифицированных садках и прудах при выращивании [9, 10, 16].

В термоградиентных условиях для рыб характерно терморегуляторное поведение, выражающееся в их перемещении в температурную зону, которая наиболее бла-

* Работа выполнена при частичной финансовой поддержки проекта «Научные школы» (НШ —2104.2008.4).

гоприятна для их роста и метаболизма. Уровень температуры, при котором наиболее часто отмечают рыбы в условиях термоградиента, называют «финальной преферендной или избираемой температурой» и рассматривают как некую точку на шкале температурной валентности вида. По мнению ряда исследователей, уровень избираемой температуры соответствует стационарному температурному оптимуму роста и метаболизма того или иного вида [15]. Однако в термоградиентном пространстве рыбы не всегда находятся в области преферендной температуры, а постоянно перемещаются в некотором диапазоне, границы которого на 3-4 °С ниже и выше значения избираемой температуры [2, 7, 17].

Несмотря на довольно большое число работ по исследованию влияния температуры на рост и метаболизм лососевых рыб, в т. ч. и радужной форели, один из аспектов — влияние термоградиентного пространства на рост и продукционные показатели — остается далеко не ясным. Вследствие изменчивости градиентного температурного поля и непрерывных перемещений в нем, часто очень быстрых, рыбы адаптированы к существованию в переменном терморегиме, который для них норма и не вызывает нарушение гомеостаза. Поэтому оценка роста, метаболизма, продукционных показателей рыб при постоянных температурных условиях экологически не адекватна естественным, а имитирует некоторые условия, в природе редко встречающиеся.

Цель настоящего исследования — сравнительное изучение особенностей роста и продукционных показателей молоди радужной форели при постоянных температурах и в условиях термоградиентного пространства.

Материал и методы исследований

Для экспериментальных исследований молодь радужной форели была завезена из лаборатории Всероссийского НИИ прудового рыбного хозяйства (пос. Рыбное, Московская обл.). До начала опытов рыб содержали в аквариальных условиях при температуре 13-15 °С и полном насыщении воды кислородом. Кормили рыб живым мотылем «по-поедаемости». В опытах, продолжительность которых составляла 25 сут., молодь форели начальной средней массой 0,22-0,25 г выращивали в аквариумах объемом 20 л при постоянных температурах 15, 17, 19 и 21 °С, а также в термоградиентном лотке (150 x 12 x 15 см), в котором за счет регулируемых нагрева и охлаждения его противоположных концов создавалась линейная градиация температуры в диапазоне 15-21 °С. Термоградиентный лоток был разделен неполными перегородками на 12 отсеков, в каждом из которых с использованием барботажа исключалась температурная стратификация по вертикали. За счет принудительной аэрации содержание кислорода в воде во всех опытных аквариумах и в термоградиентном лотке приближалось к нормальному. Ежедневно треть объема воды в каждом аквариуме заменяли на свежую, температура была постоянной. В опытные аквариумы помещали по 15 экз. молоди форели. Рыб взвешивали индивидуально в начале и далее через каждую неделю на протяжении опытов с точностью 0,01 г.

В опытах рыб кормили живым мотылем. Суточный рацион (% от массы тела) молоди форели при каждом температурном режиме оценивали по разнице массы вносимого и несъеденного корма. В конце каждого опыта и его периодов рассчитывали удельную скорость роста сырой массы тела рыб по формуле:

$$Q_w = (In W_2 - In W_1) / t \cdot 100\%,$$

где W_1 и W_2 — средняя масса рыб в начале и конце опытов, г; t — длительность опыта (сут.).

В качестве производственных показателей оценивали среднесуточный прирост массы тела и суточный Р/В коэффициент как отношение прироста массы молоди форели к ее средней биомассе за время опыта. Для оценки эффективности использования пищи на рост рассчитывали кормовой коэффициент как отношение массы потребленного за опыт корма к приросту массы рыб. С целью выяснения особенностей распределения выращиваемых рыб в термоградиенте на протяжении всего периода опыта по несколько раз в день отмечали место нахождения в лотке отдельных рыб и соответствующий ему уровень температуры. Статистическую обработку полученных данных осуществляли с помощью программы «Статистика 6» с использованием критерия Стьюдента.

Результаты исследований и их обсуждение

На рис. 1 представлены данные о частоте встречаемости молоди форели при разной температуре в условиях термоградиентного поля в течение опыта. Видно, что рыбы не сосредотачивались в пределах какой-то узкой температурной зоны, а использовали все термоградиентное пространство, перемещаясь в нем. Наиболее часто рыбы находились в диапазоне температур 15-19 °С (частота встречаемости 82,7%), предпочитая в большей степени диапазон 16-20 °С (73,3%), и намного реже встречались при 20-21 °С (24,7%) ($p < 0,01$).

Известно, что при насыщающем рационе и нормальном содержании кислорода в воде форель хорошо растет при 16-20 °С, повышение температуры до 22-23 °С вызывает снижение темпа ее роста, а при 24-25 °С отмечается резкое снижение скорости роста и интенсивности питания. Статическим термальным оптимумом для роста молоди форели является 17-18 °С [3, 6, 9, 18]. В зависимости от температуры акклимации (6-24 °С) предпочитаемые температуры у радужной форели варьируют от 12 до 22 °С [11].

В таблице приведены скорость роста, производственные показатели и эффективность конвертирования пищи

молодь радужной форели при постоянных температурах и в термоградиенте. Из данных таблицы видно, что при постоянных температурах 15, 17 и 19 °С наибольшая скорость роста рыб отмечается при 17 °С, которая является статичным термальным оптимумом для роста форели. Повышение температуры до 21 °С вызвало на 22,8% снижение средней удельной скорости роста и на 41,1 % — величины среднесуточного прироста массы тела рыб по сравнению с аналогичными показателями при 17 °С.

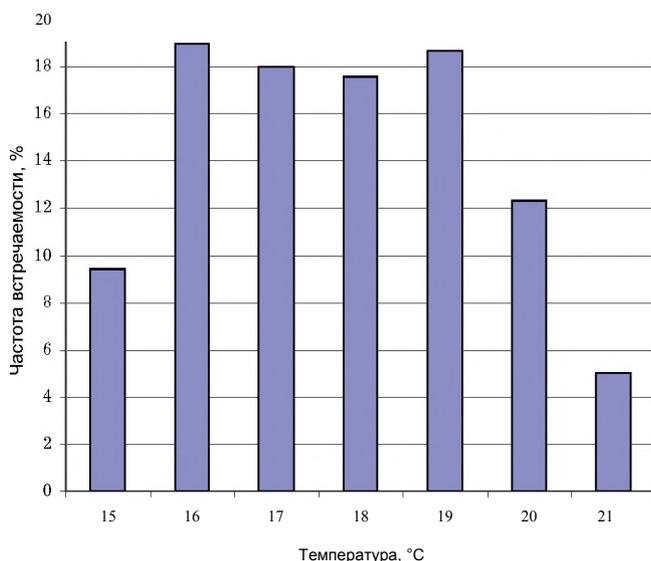


Рис. 1. Частота встречаемости молоди форели при разной температуре в условиях термоградиентного лотка (n=936)

Величина суточного Р/В коэффициента при 17 °С была в 1,24 раза выше, чем при 21 °С. Повышение температуры от 15 до 21 °С вызвало закономерное возрастание величины суточного рациона форели в 1,5 раза ($p < 0,01$). Наилучшая эффективность конвертирования пищи молодью форели при постоянной температуре отмечена при 15 °С, которая на 2 °С ниже статичного температурного оптимума роста. Результаты опытов, указывающие на различия в величинах термального оптимума роста и эффективности использования пищи на рост у молоди радужной форели, согласуются с литературными данными [1, 12, 14]. С повышением температуры с 15 до 21 °С величина кормового коэффициента возросла в 1,9 раза ($p < 0,01$).

**Скорость роста, продукционные показатели
и эффективность конвертирования пищи молодью радужной форели
при постоянных температурах и в условиях термоградиента**

Показатель	Терморегим, °С				
	15	17	19	21	15-21
Средняя начальная масса рыбы, г	0,24±0,063	0,24±0,063	0,25±0,065	0,22±0,056	0,22±0,059
Средняя конечная масса рыбы, г	1,38±0,384	1,37±0,415	1,40±0,421	0,90±0,271*	1,34±0,341
Средняя удельная скорость роста, %/сут.	6,9	7,0	6,7	5,4	7,2
Средний прирост массы рыб, г/сут.	0,0457	0,0465	0,0464	0,0274	0,0448
Средний суточный Р/В коэффициент	0,0665	0,0665	0,0651	0,0536	0,0692
Средний суточный рацион, % массы тела	42,9	48,2*	48,5*	64,1**	43,2
Средний кормовой коэффициент	6,7	7,3*	7,8*	12,8**	6,9

* разность по сравнению с термоградиентным лотком достоверна при $p < 0,05$, ** при $p < 0,01$.

Сравнение полученных результатов в наиболее благоприятных для форели постоянных терморегимах и в термоградиентном лотке указывают на несомненное превосходство регистрируемых ростовых и продукционных показателей у молоди радужной форели в условиях термоградиентного поля. В лотке, где градиент температуры составлял 15-21 °С, скорость роста форели и величина суточного Р/В коэффициента были соответственно в 1,03 и 1,04 раза выше, чем отмеченные при 17 °С. Величины суточного рациона рыб и кормового коэффициента в термоградиенте были практически одинаковыми с регистрируемыми при 15 °С. В термоградиентном лотке по сравнению с 17 °С величины суточного рациона и кормового коэффициента рыб были соответственно на 10,4% ($p < 0,05$) и 5,5% ($p < 0,05$) ниже, чем в условиях статичного термального оптимума роста. Следует еще раз отметить, что при этом молодь форели в термоградиентном поле перемещалась во всем его диапазоне, а не находилась в зоне термоградиентного лотка с температурой 15-17 °С (см. рис. 1).

Об изменении темпа роста, продукционных показателей и эффективности конвертирования пищи молодь радужной форели в разные периоды выращивания в термоградиентном лотке можно судить по данным, представленным на рис. 2. Наглядно видно, что оптимизация метаболизма молоди форели в условиях термоградиентного поля происходит довольно быстро. Уже в первые 9 сут. после начала опытов у рыб в термоградиенте по сравнению с постоянными температурами происходит снижение величины суточного рациона и повышение эффективности конвертирования пищи. В последующий период выращивания показатели скорости роста и величины суточного Р/В коэффициента рыб в термоградиентных условиях превышают регистрируемые в условиях постоянных терморежимов. Как показали ранее проведенные исследования, изменение интенсивности метаболизма рыб при смене гомотермальной среды на гетеротермальную отмечается в первые часы и стабилизируется через 1-2 сут. [4, 8].

Сходный эффект оптимизации роста, энергетики, эффективности конвертирования пищи молодь радужной форели, отмеченный нами в условиях термогради-

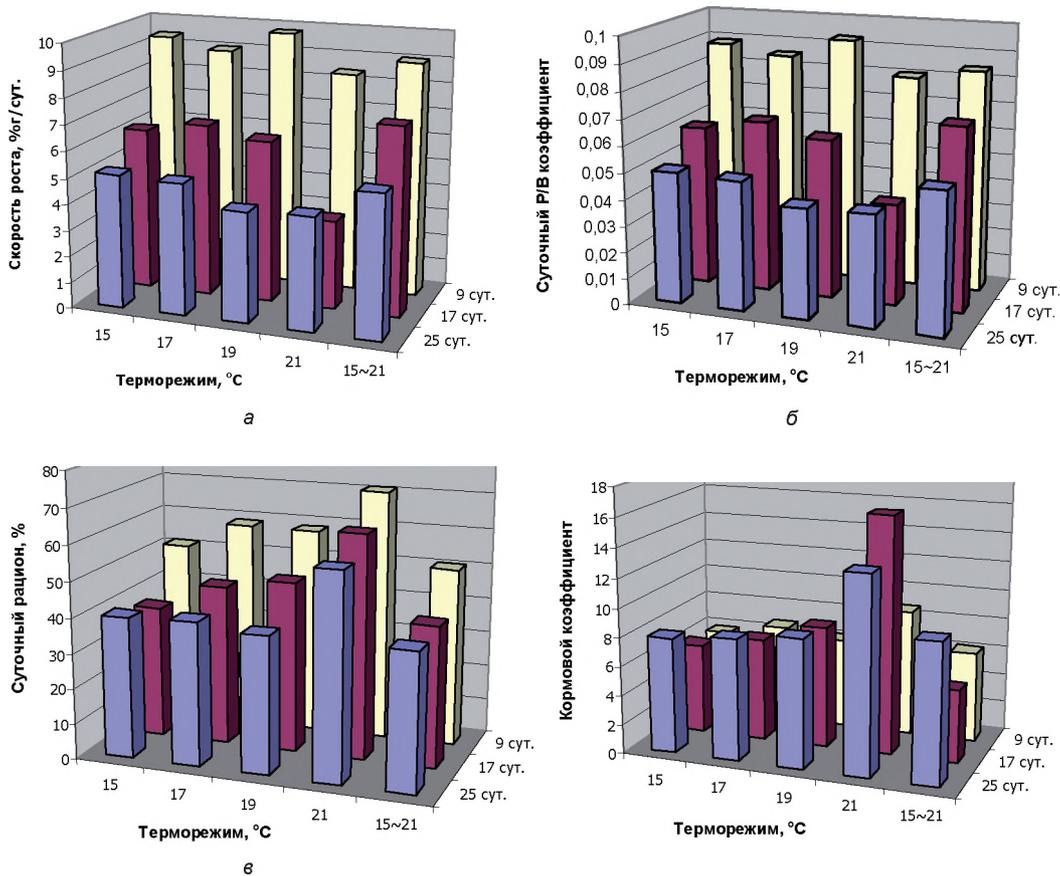


Рис. 2. Скорость роста (а), суточный Р/В коэффициент (б), суточный рацион (в) и кормовой коэффициент (г) молоди радужной форели в разные периоды выращивания при постоянных температурах и в термоградиенте

ентного поля по сравнению с постоянными температурами, наблюдается и в условиях переменных терморезимов, когда температура периодически колеблется с той или иной амплитудой и частотой [1, 5, 6, 14]. Однако для подбора наиболее оптимальных для роста и метаболизма рыб параметров колебательных терморезимов требуется достаточно много времени и соответствующее техническое оснащение. В условиях термоградиентного пространства за счет терморегуляционного поведения рыбы сами создают такой переменный терморезим, который в наибольшей степени соответствует физиологическим и энергетическим потребностям организма. При индустриальном разведении молоди радужной форели совершенствование биотехнологии ее выращивания может быть достигнуто за счет создания термоградиентных условий в выростных емкостях, что позволит рыбам оптимизировать свою энергетику и реализовать потенциалы роста.

Библиографический список

1. Бретт Д.Р. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 1983. С. 275-346.
2. Бугров Л.Ю. Влияние голодания на вертикальное распределение молоди лососевых рыб при естественной температурной стратификации в водоеме // Сб. научн. тр. ГОСНИОРХ. 1986. №247. С. 31-36.
3. Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биология внутренних вод. 2000. № 2. С. 106-115.
4. Зданоеич В.В., Пушкарь В.Я. Влияние частых периодических колебаний температуры на метаболизм рыб // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 3. С. 429-432.
5. Зданоеич В.В., Пушкарь В.Я., Келехсаев М.З. Особенности роста и энергетики молоди радужной форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* при постоянной температуре и ее кратковременных периодических отклонениях в верхнюю субоптимальную зону // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 4. С. 494-501.
6. Зданоеич В.В., Пушкарь В.Я., Панов В.П., Келехсаев М.З. Рост и энергобюджет молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum при постоянных и переменных терморезимах // Известия ТСХА. 2009. № 5. С. 63-69.
7. Константинов А.С., Зданоеич В.В. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестник МГУ Сер. 16. Биология. 1993. № 1. С. 32-38.
8. Константинов А.С., Зданоеич В.В., Костюк Ю.А., Соловьева Е.А. Скорость изменения метаболизма рыб при смене гомотермальной среды на гетеротермальную // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 6. С. 834-837.
9. Павлов Д.А. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: изд-во МГУ 1989. 216 с.
10. Caissie D. The thermal regime of rivers: a review // Freshwater Biol. 2006. Vol. 51. № 7. P. 1389-1406.
11. Cherry D.S., Dickson K.L., Cairns J. Temperature selected and avoided by fish at various acclimation temperatures // J. Fish. Res. Board Canada. 1975. Vol. 32. № 3. P. 485-491.
12. Elliott J.M., Hurley M.A. Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish // Freshwater Biol. 2000. Vol. 44. № 5. P. 60-615.
13. Fry F.E. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish Physiology. N.Y., London, 1971. Vol. 6. P. 1-98.
14. Hokanson K.E.F., Kleiner C.F., Thorslund T.W. Effects of constant temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Fish. Res. Board Can. 1977. Vol. 34. № 5. P. 639-648.
15. Jobling M. Temperature tolerance and final preferendum — rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. Fish Biol. 1981. Vol. 19. № 3. P. 439-455.

16. *Oppedal E, Dempster T, Stien L.H.* Enviromental drivers of Atlantic salmon behaviour in sea-cages: a review //Aquaculture. 2011. Vol. 311. № 1-4. P. 1-18.

17. *Sutterlin A.M., Stevens E.D.* Thermal behaviour of rainbow trout and Arctic char in cages moored in stratified water//Aquaculture. 1992. Vol. 102. № 1-2. P. 65-75.

18. *Wurtsbaugh W.A., Davis G.E.* Effects of temperature and ration level on the growth and food conversion efficiency of *Salmo gairdneri*. Richardson // J. Fish. Biol. 1977. Vol. 11. № 2. P. 87-98.

GROWTH AND PRODUCTION CHARACTERISTICS OF JUVENILE RAINBOW TROUT *ONCORHYNCHUS MYKISS* WALBAUM UNDER CONSTANT TEMPERATURE CONDITIONS AND UNDER THERMAL GRADIENT

V.V. ZDANOVICH¹, V.P. PANOV², M.Z. KELEKHSAEV¹

(¹Moscow State University named in honour of M.V. Lomonosov ; ²Russian State Agrarian University — K.A. Timiryazev MAA)

*It has been shown that growth rate of juvenile rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum is higher and production characteristics are better under thermal gradient than under constant temperature conditions, corresponding to growth thermal optimum and food conversion efficiency. Thermoregulating behaviour of juvenile rainbow trout produces the variable temperature conditions, which most serve their physiological and energy needs. The use of thermogradient fields in trout breeding can improve the biotechnology of juvenile rainbow trout raising, optimize their energy intake and see their growth potential realized.*

Key words: juvenile rainbow trout, thermal gradient, growth rate, ration, food conversion efficiency, daily growth rate, weight ratio.

Здаиович Владимир Владимирович — к. б. н., доцент кафедры ихтиологии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Ленинские горы, 1; тел.: (495) 939-25-38; e-mail: zdanovich@mail.ru).

Панов Валерий Петрович — д. б. н., проф. кафедры физиологии, морфологии и биохимии животных РЕАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (497) 976-12-73).

Келехсаев Мурат Заурович — ассистент кафедры ихтиологии Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Ленинские горы, 1; тел.: (495) 939-25-38; e-mail: kelex70@inbox.ru).